Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(2):158-169
DOI 10.18699/VJ17.234

Горох абиссинский (*Lathyrus schaeferi* Kosterin nom. nov. pro *Pisum abyssinicum* A. Br.) – проблематичный таксон

О.Э. Костерин

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский национальный исследовательский государственный университет», Новосибирск, Россия

Горох абиссинский (*Pisum abyssinicum* A. Br.) известен из Эфиопии и Йемена, где культивируется наряду с культурным подвидом гороха посевного (*Pisum sativum* L. subsp. *sativum*). Представления о возможной встречаемости абиссинского гороха в дикорастущем состоянии восходят к предположениям, высказанным в XIX в., и не основаны на конкретных данных. *P. abyssinicum* представляет практический интерес благодаря своей скороспелости и устойчивости к бактериальной гнили. Морфологически он сходен с *P. sativum*, однако очень плохо скрещивается с ним в качестве как материнского, так и отцовского родителя. Кариотип абиссинского гороха изменчив. Сообщалось об одной-двух реципрокных транслокациях. В то же время существуют и образцы, не имеющие транслокаций относительно стандартного кариотипа посевного гороха; тем не менее завязываемость семян в скрещиваниях с посевным горохом остается крайне низкой, а фертильность пыльцы гибридов первого и второго поколения – сниженной. Имеются данные о влиянии на фертильность пыльцы гибридов района генома, содержащего ген, участвующий в конфликте ядра и цитоплазмы в отдаленных скрещиваниях гороха. Известные образцы абиссинского гороха дивергировали всего около 4000 лет назад и весьма близки друг к другу генетически. Наличие аллелей многих молекулярных маркеров, общих с *Pisum fulvum* Sibth. et Smith и *P. sativum* L. subsp. *elatius* (Bieb.) Schmalh., свидетельствует в пользу гипотезы Л.И. Говорова о том, что абиссинский горох произошел от их спонтанного гибрида. Возможно, гибридизация имела место в условиях культуры, в Йемене или низменности Афар. Выявлен представитель *P. sativum* subsp. *elatius*, использование которого в качестве отцовского родителя в скрещиваниях с абиссинским горохом дает гибриды F_1 с полностью фертильной пыльцой. Скрещивания *P. abyssinicum* × *P. fulvum* дают наибольший выход гибридных семян среди всех проведенных отдаленных скрещиваний, так что *P. abyssinicum* может использоваться в качестве «моста» при интрогрессии генов от *P. fulvum* к *P. sativum*. Достаточно высокая степень репродуктивной изоляции абиссинского гороха от других представителей рода соответствует биологической концепции вида, однако положение образцов *P. abyssinicum* в качестве мелкого кластера среди образцов *P. sativum* subsp. *elatius* на молекулярных филогенетических реконструкциях противоречит филогенетической концепции вида. Большинство авторов признает абиссинский горох в качестве вида *Pisum abyssinicum*, меньшинство – в качестве подвида *P. sativum* subsp. *abyssinicum* (A. Br.) Berger. По-видимому, корректнее всего считать его гибридогенным видом. В связи с недавним

Received 11.09.2016
Accepted for publication 04.11.2016
Published 15.03.2017

 e-mail: kosterin@bionet.nsc.ru

Abyssinian pea (*Lathyrus schaeferi* Kosterin nom. nov. pro *Pisum abyssinicum* A. Br.) is a problematic taxon

O.E. Kosterin

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia
Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

The Abyssinian pea (*Pisum abyssinicum* A. Br.), concerned in this review, is known from Ethiopia and Yemen, where it is cultivated along with the common pea (*Pisum sativum* L. subsp. *sativum*). The continuously reproduced notion of its possible spontaneous occurrence in the wild ascends to suppositions made in the XIX century and is not based on any actual data. *P. abyssinicum* is of practical interest owing to its extra early ripening and resistance to bacterial blight. Morphologically it is very similar to *P. sativum* but its crossability with it is bad as either seed or pollen parent. Traditionally this reproductive barrier was associated with karyological differences. The Abyssinian pea karyotype is variable as 1–2 reciprocal translocations were reported. At the same time there are accessions not differing from the standard karyotype of *P. sativum* with respect to reciprocal translocations, yet their crossability with the latter is very low and the pollen fertility of F_1 and F_2 hybrids is lowered. Data were reported on influence of the region of Linkage Group III, containing a gene known to participate in the conflict of nucleus and plastids in remote crosses of peas, on the pollen fertility of hybrids with abyssinian pea. With their karyological variability, the known accessions of the Abyssinian pea are very close to each other genetically, as they diverged just about 4000 years ago. The presence of alleles of molecular markers common with *Pisum fulvum* Sibth. et Smith on the one hand and *P. sativum* L. subsp. *elatius* (Bieb.) Schmalh. on the other hand evidences in favour of an old hypotheses by L.I. Govorov that the Abyssinian pea originated from their spontaneous hybrid. This spontaneous cross may have taken place under cultivation, in Yemen or Afar Depression. A representative of *P. sativum* subsp. *elatius* was revealed, the F_1 hybrids of which with the Abyssinian pea as a seed parent had fully fertile pollen. *P. abyssinicum* × *P. fulvum* crosses provide the best hybrid seed outcome among remote crosses conducted, so that *P. abyssinicum* can be used as a 'bridge' for gene introgression from *P. fulvum* to *P. sativum*. Rather a high

включением рода *Pisum* L. в род *Lathyrus* и существованием названия *Lathyrus abyssinicus* A. Br. (синоним *L. sativus* L.) абиссинский горох получает новое название – *Lathyrus schaeferi* (A. Braun) Kosterin nomen novum pro *Pisum abyssinicum* A. Braun – в честь Х. Шэфера, обосновавшего ревизию таксономии трибы Fabeae на основании молекулярной реконструкции ее филогении. Предложены новые комбинации *Lathyrus* sectio *Pisum* (L.) Kosterin combinatio nova и *Lathurus fulvus* (Sibthrop et Smith) Kosterin combinatio nova.

Ключевые слова: *Pisum abyssinicum*; *Pisum sativum*; *Pisum fulvum*; *Lathyrus*; горох; таксономия; биологическая концепция вида; филогенетическая концепция вида; гибридогенные виды; реципрокные транслокации; конфликт ядра и цитоплазмы; новое название; новые комбинации.

level of reproductive isolation of the Abyssinian pea from other representatives of the genus conforms the biological species concept, however the disposition of *P. abyssinicum* accessions as a small cluster among accessions of *P. sativum* subsp. *elatius* on molecular phylogeny reconstructions violates the phylogenetic species concept. Most authors assume the Abyssinian pea as a species, *Pisum abyssinicum*, some as a subspecies, *P. sativum* subsp. *abyssinicum* (A. Br.) Berger. Perhaps it would be most correct to consider it as a hybridogenic species. Because of the recent subsuming of the genus *Pisum* L. into the genus *Lathyrus* and with respect to the existing name *Lathyrus abyssinicus* A. Br. (a synonym of *L. sativus* L.), the Abyssinian pea is given a new name *Lathyrus schaeferi* (A. Braun) Kosterin nomen novum pro *Pisum abyssinicum* A. Braun), in honour of Hanno Schaefer, who substantiated the revision of tribe Fabeae by molecular reconstruction of its phylogeny. New combinations of *Lathyrus* sectio *Pisum* (L.) Kosterin combinatio nova and *Lathurus fulvus* (Sibthrop et Smith) Kosterin combinatio nova are proposed.

Key words: *Pisum abyssinicum*; *Pisum sativum*; *Pisum fulvum*; pea; taxonomy; biological species concept; phylogenetic species concept; hybridogenic species; reciprocal translocations; conflict of nucleus and cytoplasm; new name; new combinations.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:
Костерин О.Э. Горох абиссинский (*Lathyrus schaeferi* Kosterin nom. nov. pro *Pisum abyssinicum* A. Br.) – проблематичный таксон. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(2):158-169. DOI 10.18699/VJ17.234

HOW TO CITE THIS ARTICLE:
Kosterin O.E. Abyssinian pea (*Lathyrus schaeferi* Kosterin nom. nov. pro *Pisum abyssinicum* A. Br.) is a problematic taxon. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(2):158-169. DOI 10.18699/VJ17.234

Горох абиссинский – *Pisum abyssinicum* A. Br. (или по другой трактовке *Pisum sativum* L. subsp. *abyssinicum* (A. Br.) Berger), встречающийся в Йемене и Эфиопии наряду с горохом посевным *P. sativum* L. (Говоров, 1937; Макашева, 1979; Maxted, Kell, 2009), является «вторичным сородичем» последнего как близкий вид того же рода (Maxted, Kell, 2009), скрещивается с ним, хотя и не без труда, и может служить источником дополнительного генетического разнообразия в селекции культурного гороха. Так, он устойчив к бактериальной гнили, вызываемой *Pseudomonas syringae* pv. *pisi* (без специфичности к расе паразита) (Elvira-Recuenco et al., 2003; Hollaway et al., 2007). Уже предпринимаются попытки интрогрессии этой устойчивости абиссинского гороха в посевной горох путем скрещиваний и ее использования в коммерческих сортах (Elvira-Recuenco, 2000, цит. по: [Maxted, Kell, 2009]; Elvira-Recuenco et al., 2003; Hollaway et al., 2007). Однако литература, касающаяся абиссинского гороха, скудна и противоречива, что само по себе затрудняет как исследования этого узкоареального таксона, так и его возможное практическое использование. Цель настоящего обзора – попытка исправить это досадное обстоятельство путем обобщения и обсуждения содержащихся в литературе сведений об абиссинском горохе с привлечением некоторых собственных данных.

В заключительном разделе статьи, посвященном вопросам таксономии, латинское название абиссинского гороха будет вынужденно изменено, и автор признает это название правильным. Однако до этого раздела в целях соответствия обозреваемой литературе для всех таксонов гороха будут использоваться традиционные названия в составе рода *Pisum* L.

Признаки абиссинского гороха

Pisum abyssinicum A. Br. представляет собой небольшую, четко очерченную группу форм, весьма сходных с посевным горохом, но еще более между собой, так что даже монограф рода *Pisum* L. Р.Х. Макашева (1979) не разделила его на разновидности и выделила всего лишь три подразновидности, различающиеся окраской оболочки семян (фиолетово-крапчатая – subvar *abyssinicum*, темно-фиолетовая – subvar. *vavilovianum* (Govorov) Makash. или зеленовато-сероватая – subvar. *viridulogriseum* (Govorov) Makash.). Для абиссинского гороха характерны небольшая длина главного стебля, сильный восковой налет в молодом возрасте, что придает листве серебристый оттенок, умеренно зубчатые прилистники и листья, полное отсутствие антоциана на вегетативных частях растения, небольшие, довольно бледно окрашенные цветки (рис. 1, *а*) и крайняя скороспелость (Говоров, 1937; Макашева, 1979), причем раннее зацветание даже в условиях длинного дня определяется уникальным аллелем гена *lf* (Weeden, 2007). По нашим наблюдениям в теплице, по созревании семян и усыхании главного стебля растение дает множественные прикорневые ветви, которые не уступают по размеру главному стеблю, цветут и плодоносят, в сумме давая урожай гораздо больший, чем главный стебель. По всей видимости, это свидетельствует об адаптации к аридному климату, причем с возможностью использовать случаи, когда в норме короткий влажный период длится дольше

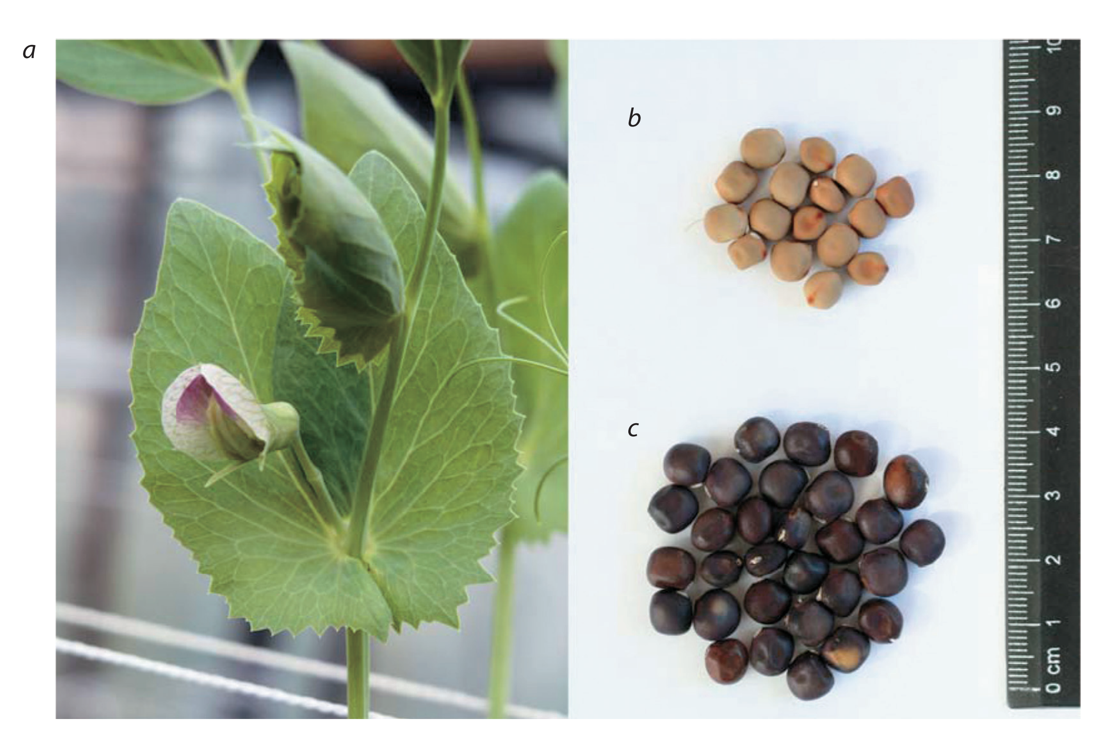


Fig. 1. *Lathyrus schaeferi* (A. Br.) Kosterin nom. nov. pro *Pisum abyssinicum* A. Br.
a – the subapical apical node with a flower (accession VIR2759, Ethiopia); *b* – seeds with phenotype u (accession WL1446); *c* – seeds with phenotype U (accession VIR2759).

обычного. В связи с этими особенностями горох абиссинский можно рассматривать как потенциальный донор генов скороспелости для культурного гороха.

Как следует из ботанических описаний данного таксона (Говоров, 1937; Макашева, 1979), большинство его признаков, как качественных, так и количественных, не выходит за пределы изменчивости посевного гороха (*Pisum sativum* L.). Так, первая ступень ключа Р.Х. Макашевой (1979. С. 56) для определения шести подвидов *P. sativum*, к которым она относит и абиссинский горох в ранге подвида *P. sativum* subsp. *abyssinicum* (A. Br.) Berger, выглядит следующим образом:

«1. Стебель тонкий, ветвящийся от основания, нижние пазушные побеги взрослого растения отходят почти горизонтально от главного стебля. В верхнем ярусе растения с четырьмя симподиальными пучками. Междоузлия только удлиненные. Цветки мелкие (1.8 см и менее). Семенная кожура средней толщины, высота клеток палисадного эпидермиса+гиподермы преимущественно от 90–130, реже до 180 мкм 2

+ Стебель средней толщины или толстый, преимущественно неветвящийся или слабо ветвящийся, главным образом не от основания, реже ветвящийся от основания под острым углом, иногда почти под прямым углом, но тогда семенная кожура утолщенная (высота клеток палисадного эпидермиса+гиподермы более 180 мкм), мелкозернистая. В верхнем ярусе растения с 6–11 симподиальными пучками, редко с 4, но тогда семенная кожура мелкозернистая. Междоузлия от длинных до коротких. Цветки от среднемелких (2 см) до крупных (3.5 см). Семенная кожура разной толщины (80)–90–180–250 мкм .... 4».

В первой ступени ключа упомянуты количественные признаки, континуум которых разделен весьма условно; для некоторых из них для растений с признаками тезы рекомендовано следовать антитезе при наличии у них дополнительного качественного признака – толстой зернистой семенной оболочки (контролируется доминантным аллелем гена *Gty*), характерной для дикорастущих представителей вида *P. sativum*, относимых Р.Х. Макашевой (1979) к подвидам *P. sativum* subsp. *syriacum* (Boiss et Noё) Berger и *P. sativum* subsp. *elatius* (Bieb.) Schmalh., но объединяемых в один подвид *P. sativum* subsp. *elatius* N. Maxted и M. Ambrose (2001). Однако, по нашим данным (Zaytseva et al., 2016), часть этих представителей также имеет тонкую небугорчатую семенную оболочку, что дезавуирует первую ступень ключа Р.Х. Макашевой.

В этом ключе подвид *P. sativum* subsp. *abyssinicum* соответствует тезе и находится ниже, на ступени 2, где он противопоставляется другим подвидам (ssp. *asiaticum* Govorov и ssp. *transcaucasicum* Makash.) по признакам однопарности листочков в средней части растения, отсутствия антоциановой окраски у основания прилистников, зубчатых на 2/3 края прилистников и «блестящих семян». Однако первые два признака приводятся и у подвидов, отделяемых ступенью 1, которую мы не считаем адекватной (см. выше). Пожалуй, только последний признак абиссинского гороха – блестящая поверхность семян – в целом не свойственен *P. sativum* (другим подвидам *P. sativum*, согласно системе Р.Х. Макашевой) и может быть назван диагностическим (аутапоморфией). Заметим, что у абиссинского гороха семена не вполне шаровидной формы, сплюснутые с боков и слегка вдавленные у коре-

шочка, чаще всего сплошной черной окраски (фенотип U, рис. 1, *в*), но иногда фиолетово-крапчатые либо золотисто-серые (рис. 1, *б*) (Макашева, 1979).

Цитогенетические особенности

Несмотря на значительное сходство посевного и абиссинского гороха, скрещивания между ними в обоих направлениях приводят к гибридам первого поколения с очень низкой фертильностью, т.е. налицо сильнейшая репродуктивная изоляция (Говоров, 1930; Rosen, 1944; Дрозд, 1965; Соболев, Агаркова, 1975; Kosterin, Bogdanova, 2015). Причины этой изоляции принято считать цитогенетическими. Действительно, они могут объяснить высокую стерильность гибридов, поскольку гетерозиготы по хромосомным перестройкам имеют проблемы с эуплоидным расхождением хромосом в мейозе. Но они не могут объяснить низкую завязываемость гибридов F_1 при скрещивании посевного и абиссинского гороха (Kosterin, Bogdanova, 2015), которая должна быть связана с какими-то проблемами с одновременной реализацией двух версий генетической программы развития, объединенных в гибридном эмбрионе, либо с презиготическими факторами, препятствующими образованию зигот.

Цитогенетические различия абиссинского и посевного гороха также далеко не однозначны. D. von Rosen (1944) обнаружил, что кариотип абиссинского гороха по сравнению с кариотипом европейского культурного гороха имеет реципрокную транслокацию и инверсию в одной из транслоцированных хромосом, а также предположил наличие других мелких перестроек, инверсий либо делеций, влияющих на длины хромосомных плеч. F. Saccardo (1971) также обнаружил у абиссинского гороха реципрокную транслокацию. H. Lamprecht (1964) на основании генетического анализа пришел к выводу о наличии у абиссинского гороха двух независимых реципрокных транслокаций. Однако к этому сообщению следует подходить с осторожностью, поскольку автор исходил из генетической карты гороха, впервые составленной им самим, в которой блоки тесно сцепленных генов были в ряде случаев неправильно объединены в группы сцепления (Костерин, 2015). На основании измерения длин хромосомных плеч у гибридов абиссинского гороха с линией, имеющей стандартный кариотип посевного гороха, и с линиями стандартного набора транслокаций (Lamm, Miravalle, 1959), C. Conicella и A. Errico (1990) предположили, что обе исследованные ими линии *P. abyssinicum*, скорее всего, имели перицентрические инверсии в хромосоме 6, причем границы инверсий у двух линий не совпадали. Одна из линий, возможно, имела также делецию в хромосоме 4 (длина которой была уменьшена), но у нее не было реципрокных транслокаций. У другой линии была найдена реципрокная транслокация между хромосомами 3 и 4, установленная посредством наблюдения крестообразных структур в метафазе первого деления мейоза.

Налицо существенная изменчивость кариотипа абиссинского гороха, в том числе обнаруженная в одном и том же исследовании (Conicella, Errico, 1990), что исключает артефакты, связанные с разницей методов, применяемых исследователями. Важно, что одна из линий не имела транслокаций по сравнению со стандартным кариотипом *P. sativum* subsp. *sativum* и отличалась от него лишь инверсией и, возможно, делецией. Такие различия не могут быть причиной низкой репродуктивной совместимости с культурным горохом, поскольку среди гамет структурных гетерозигот летальными оказываются лишь немногочисленные кроссоверы в пределах инверсий. Действительно, в анафазе мейоза в потомстве гибридов между абиссинским и посевным горохом наблюдались хромосомные мосты (Соболев, Агаркова, 1975), которые указывали на наличие дицентрических фрагментов, возникающих у структурных гетерозигот вследствие кроссинговера в пределах инверсии. Таким образом, репродуктивные барьеры между посевным и абиссинским горохом, проявляющиеся в стерильности гибридов, хотя бы частично должны иметь нецитогенетическую природу.

Ареал и культурный статус

Абиссинский горох известен в культуре из Эфиопии и Йемена (Говоров, 1937; Макашева, 1979; Maxted, Ambrose, 2001). Следует отметить, что в Эфиопии интенсивно культивируются разнообразные традиционные местные формы, большинство из которых относится к культурному подвиду посевного гороха, *P. sativum* subsp. *sativum* (Макашева, 1979), и лишь немногие представляют *P. abyssinicum*. Об этом, в частности, свидетельствует обширная коллекция местных форм гороха, собранная в Эфиопии Н.И. Вавиловым, хранящаяся во Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова и обследованная нами ранее (Бердников и др., 1989; Berdnikov et al., 1993). Это обстоятельство иногда приводит к неверным определениям, когда традиционные образцы из Эфиопии относят к абиссинскому гороху на основании исключительно названия последнего, а не его признаков.

В литературе, как старой, так и новой, содержатся голословные утверждения о существовании абиссинского гороха в диком состоянии. Однако ранние сообщения, по всей видимости, являются не более чем предположениями и недостаточно обоснованными экстраполяциями, а впоследствии авторы повторяли их вслед за предшественниками. В своей классической обработке рода *Pisum* для «Культурной флоры СССР» Л.И. Говоров дает противоречивую информацию об абиссинском горохе. Он говорит об абиссинском горохе как о культурном виде: «Необходимо признать в роде *Pisum*, помимо возделываемых видов *P. sativum* и *P. abyssinicum*, 4 диких вида: *P. formosum* (Stev.) Boiss., *P. fulvum* Sibth et Sm., *P. elatius* (MB.) Stev. и *P. humile* Boiss et Noë» (Говоров, 1937. С. 232). Далее автор вскользь упоминает о его существовании в дикорастущем состоянии: «В горных районах Абиссинии, где имеется в диком виде и в культуре эндемичный вид *P. abyssinivum*, более широко распространены особые формы, которые должны быть отнесены к *P. sativum* ssp. *communae*» (Там же. С. 243). Затем выясняется, что существование абиссинского гороха в дикорастущем состоянии – всего лишь предположение, сделанное в середине XIX в.: «A. Richards (1847) высказывал предположение, что *P. abyssinicum* является дикой формой Абиссинии. E. Chiovenda (1912) считает, что формы гороха – одни из наиболее древних, вошедших в культуру, и только изредка встречаются в ди-

ком состоянии» (Там же. С. 244). П.М. Жуковский (1964) передает информацию о распространении абиссинского гороха неопределенно: растет в Йемене и Эфиопии в горах; культивируется местным населением. Р.Х. Макашева (1979. С. 69) сообщает, что он «известен в культуре, изредка встречается в диком виде в горах на высоте до 2000 м над у.м.». Судя по всему, никакой конкретной информации о нахождении *P. abyssinicum* в дикой природе не было опубликовано ни в XIX, ни в XX вв., таким образом, представление о существовании абиссинского гороха в диком состоянии, по-видимому, представляет собой разновидность научного мифа.

Казалось бы, указания на нахождение *P. abyssinicum* в диком виде появились недавно в обстоятельной работе N. Maxted и S.P. Kell (2009. P. 107), которые утверждают, что дикий *P. abyssinicum* собран всего в трех точках Эфиопии (в провинциях Тиграй, Вело и Арси), и в подстрочном примечании отмечают, что «сборы культивируемого материала были сделаны и в других точках (в основном на рынках) Эфиопии» (перевод – *О. К.*). Заметим, что после 1995 г. провинций Вело и Арси не существовало – первая была поделена между провинциями Амхара и Афар, вторая включена в провинцию Оромия. В цитируемой работе (Maxted, Kell, 2009) на рисунке 19 приведена карта (с границами провинций, существовавших до 1995 г.), где эти точки отмечены. В подписи к этому рисунку в качестве источника данных приведена ссылка на базу данных SINGER, доступ к которой был осуществлен через портал GBIF, http://data.gbif.org/datasets/resource/1430 18 августа 2008 г. Согласно личному сообщению S.P. Kell, данные о дикорастущем статусе абиссинского гороха в этих точках были получены именно из этой базы. Автор настоящего обзора ознакомился с нею и обнаружил, что она не содержит никаких данных о диком состоянии указанных образцов абиссинского гороха. Эти точки принадлежат группе образцов коллекции ICARDA с диапазоном номеров ICARDA-51495–ICARDA-51506, «полевыми номерами» (field numbers) 22770–22880 и точными координатами, несомненно, взятыми с помощью GPS-навигатора. Очевидно, они были собраны одной экспедицией и достаточно недавно (однако сборщик и даты не указаны). Трем локалитетам, приведенным на карте (Maxted, Kell, 2009), соответствуют четыре образца: ICARDA-51495, ICARDA- 51496 (оба этикетированы «41 км Ю [г.] Назарет, «по дороге на [г.] Асела» [провинция Оромия]), ICARDA-51497 (Бурахат, 41 км З [г.] Адиграт» [провинция Тиграй]), ICARDA-51500 («3 км С [г.] Корем» [провинция Тиграй]). (В квадратных скобках приведены пояснения автора.) От прочих образцов данного диапазона они отличаются лишь тем, что в их этикетках отсутствует слово «рынок» («market»), присутствующее у семи из восьми других образцов из этой серии, и приведены не населенные пункты, как у восьми других образцов, а точки на определенном расстоянии от населенных пунктов. По-видимому, авторы (Maxted, Kell, 2009) пользовались следующей «логикой»: если образец получен на рынке, то он культивируемый, а если не на рынке и вне населенного пункта, то он дикий, – отвлекаясь при этом от очевидного обстоятельства, что культуры растут не на рынках и не в населенных пунктах, а на полях вне их! (Заметим, что, по наблюдениям автора, Эфиопское нагорье почти полностью освоено в сельскохозяйственном отношении, так что поля покрывают большую часть его площади). Мы видим, что научный миф о существовании дикорастущего абиссинского гороха столь живуч, что даже маститые авторы продолжают его придерживаться.

Гипотезы о происхождении

Отсутствие хоть сколько-нибудь заслуживающей доверия информации об абиссинском горохе в дикорастущем состоянии не снимает, а лишь заостряет вопрос о его происхождении. По этому поводу Л.И. Говоров замечает: «Более детальное изучение материала по Юго-Западной Аравии дает больше оснований считать эти формы за особый самостоятельный вид *P. abyssinivum*, эндемичный для Иемена и заносный для Абиссинии» (Говоров, 1937. С. 240). С этим предположением трудно не согласиться. Род *Pisum*, как и вся триба Fabeae, – средиземноморского происхождения, Эфиопское нагорье относится к африканскому подцарству палеотропического флористического царства (Тахтаджян, 1978), куда проникают лишь немногие представители трибы (Schaefer et al., 2012). По личным наблюдениям автора в августе 2012 г., в целом представители трибы Fabeae на Эфиопском нагорье практически не представлены (за две недели полевых исследований встречен единственный вид). В то же время Аравия имеет флору, переходную от эфиопской к средиземноморской, и вполне могла быть родиной особого вида гороха. Исключительная скороспелость абиссинского гороха говорит о его происхождении из районов с очень коротким периодом, благоприятным для вегетации. Это как раз могла быть засушливая Аравия, но также и находящаяся на противоположном берегу Красного моря низменность Афар (или Данакиль).

Однако Л.И. Говоров выдвигает относительно происхождения абиссинского гороха предположения, кажущиеся гораздо менее обоснованными. Он полагает, что *P. abyssinicum* произошел вследствие гибридизации *P. elatius* и *P. fulvum*, независимой либо даже однократной: «Не исключена возможность ..., что один начальный гибридный комплекс синтезировался от этих двух видов в зоне их настоящего ареала, включающего Малую Азию, Закавказье, Иран и Сирию с Палестиной. Из этого комплекса несомненно возник ... дикий вид *P. humile*. От этого же скрещивания произошел эндемичный вид в горных районах Юго-Западной Аравии *P. abyssinicum*, распространившийся затем в горной Абиссинии» (Говоров, 1937. С. 240). Далее автор отмечает: «По морфологическим признакам он < *P. abyssinicum*. – *О. К.* > ближе стоит к *P. fulvum*; рекордная скороспелость также приближает его к эфемеру *P. fulvum* < *P. fulvum* – не эфемер! – *О. К.* >. Несомненно, в синтезе *P. abyssinicum* принимал участие *P. fulvum*. Под влиянием последовавших затем мутирования и скрещивания *P. abyssinicum* с *P. eatius* или с производными ssp. *asiaticum* с формами из Египта (proles *aegypticum*) произошло разнообразие других культурных форм, широко распространенных в горных районах Абисинии. ... Влияние *P. abyssinicum* сказывается на формообразовании гороха Центральной Индии. Здесь синтез шел в основном под влиянием азиатских форм (ssp. *asiaticum*), но пильчатость

листочков, сильно выраженная антоциановая окраска растений на первых фазах роста, а также скороспелость дают основание предполагать о влиянии аравийского эндема на горох Индии» (Говоров, 1937. С. 240).

Все эти смелые предположения были сделаны вследствие придания филогенетического смысла таким признакам фенотипа, как скороспелость, зубчатость, антоциановая пигментация. В отсутствие более надежных филогенетических маркеров это можно понять. Кроме того, Л.И. Говоров исходит из неявного допущения, что каждый из этих признаков мог возникнуть в эволюции лишь единожды и его наличие в фенотипе указывает на то, что первоначальный его носитель находился в числе предков. То есть гомоплазия – независимое возникновение одного и того же признака вследствие независимых мутаций в одних и тех же или разных генах – полностью исключается. Однако нам представляется несомненным, что все подобные признаки весьма изменчивы, зависят от многих генов, адаптивно нагружены (возможно, за исключением зубчатости), как следствие, способны легко и многократно изменяться в ходе эволюции в любом направлении и тем самым совсем не подходят для реконструкции филетических отношений.

Абиссинский горох в свете молекулярных исследований

Современные молекулярные реконструкции филогении рода *Pisum* показывают, что все исследованные образцы *P. abyssinicum* весьма близки друг к другу генетически (в полном соответствии с внешними признаками) и представляют собой небольшую компактную ветвь внутри (!) дерева *P. sativum* s.l. (Ellis et al., 1998; Vershinin et al., 2003; Zaytseva et al., 2012, 2015). Генетическая однородность таксона, по-видимому, свидетельствует о сильном эффекте бутылочного горлышка в его предыстории, возможно, связанного с гибридизационным событием (Vershinin et al., 2003). С генетической однородностью контрастирует упоминавшаяся выше большая цитогенетическая гетерогенность этого таксона (Lamprecht, 1964; Conicella, Errico, 1990); причины такого противоречия не ясны. Время дивергенции образцов *P. abyssinicum* друг от друга, т. е. время существования последнего общего предка современных образцов, было оценено как 4000 лет назад. T.H.N. Ellis с коллегами (1998) резонно посчитали это временем доместикации *P. abyssinicum*, произошедшей независимо от *P. sativum* subsb. *sativum*, дивергенция которого началась 10000 лет назад с момета его одомашнивания. Оценка времени дивергенции абиссинского гороха приблизительно совпадает с проникновением евразиатских навыков земледения в Эфиопию. Это соответствует началу периода Среднего Царства в Древнем Египте. Однако время дивергенции самой ветви *P. abyssinicum* от прочих представителей рода *Pisum* сопоставимо с таковым для ветви *P. sativum* subsp. *sativum* (Ellis et al., 1998). Это могло бы означать, что абиссинский горох дивергировал от культурного подвида посевного гороха раньше, чем был одомашнен. Заметим, однако, что речь идет о независимой доместикации двух разных таксонов гороха, а не о независимом возникновении практики культивирования гороха и самой идеи земледелия. Абиссинский горох весьма похож на посевной внешне, опознается в качестве гороха без сомнений и мог быть привлечен в культуру в качестве примеси к уже культивируемому *P. sativum* subsb. *sativum* или мог заменить его при дефиците посевного материала. Каких-либо объективных данных о первоначальном источнике привлекаемого в культуру *P. abyssinicum* не имеется.

В то же время А.В. Вершинин с коллегами (Vershinin et al., 2003) обнаружили у *P. abyssinicum* совпадение значительной доли аллелей молекулярных мареров с *P. fulvum*. Более поздняя работа той же группы (Jing et al., 2010), предпринявшей кластеризацию генетического разнообразия рода в отношении RBIP-маркеров (полиморфизм по инсерции ретротранспозонов), подтвердила тот же вывод: подгруппа 3.1, образованная образцами *P. abyssinicum*, оказалась равноудаленной от подгрупп 3.2 («*P. elatius*») и 3.4 (*P. fulvum*), что отражает наличие у абиссинского гороха сопоставимого количества аллелей, общих с каждым из этих двух таксонов.

Абиссинский горох – гибридогенный вид

Вышеупомянутые результаты вдохнули новую жизнь в казавшуюся голословной гипотезу Л.И. Говорова (1937) о гибридной природе абиссинского гороха. Поскольку ни *P. sativum* subsp. *elatius*, ни *P. fulvum* не встречаются в ареале абиссинского гороха, R. Jing с коллегами (2010) предположили, что гибридизация между ними имела место в западной части Плодородного полумесяца (Южная Турция, Сирия, Ливан, Израиль, Иордания), после чего гибридная форма, представленная очень небольшой первоначальной популяцией, была взята в культуру и привнесена в Северо-Восточную Африку, где и превратилась в известный нам *P. abyssinicum*. Данное предположение представляется весьма правдоподобным. К нему можно добавить лишь следующее.

1. Такой гибрид мог привлечь внимание древнего земледельца именно своей исключительной скороспелостью, позволявшей получить урожай в аридных условиях.

2. Обсуждаемая гипотеза предполагает, что *P. abyssinicum* никогда не существовал в дикорастущем состоянии в современном ареале (Йемен и Эфиопия).

3. В то же время нет оснований полагать, что в первоначальной гибризидации участвовали именно дикорастущие, а не культурные растения, т. е. дикого абиссинского гороха могло не существовать в принципе. Древний земледелец, уже имевший идею и навыки возделывания гороха, приобретенные вследствие изначальной доместикации гороха с образованием *P. sativum* subsp. *sativum*, мог вовлекать в культуру наряду с ним или вместо него и какие-то местные формы *P. sativum* subsp. *elatius*, в особенности при недостатке семенного материала культурного гороха в случае неурожаев. Такое вовлечение могло происходить при засорении посевов посевного гороха дикими формами. Также в культуру могли попасть генотипы, возникавшие вследствие спонтанной гибридизации, с одновременным отбором среди сегрегирующих гибридов носителей доместикационного синдрома, прежде всего нераскрываемости бобов, но также таких входящих в него признаков, как «отсутствие периода покоя семян» и «гладкая оболочка семян». При распространении зем-

леделия за пределы Плодородного полумесяца в менее благоприятные условия некоторые из таких гибридных генотипов могли получать преимущество. Например, в аридных условиях Аравии преимущество должны были получать ультраскороспелые формы. Возможно, они и возникли в культуре вследствие спонтанной гибридизации *P. sativum* subsp. *sativum* и *P. sativum* subsp. *elatius* и последующей сегрегации, дав начало абиссинскому гороху при гибридизации с *P. fulvum*.

Гибридная природа абиссинского гороха может стать установленным фактом либо быть отвергнута на основании полногеномных исследований, которые пока не проводились.

R. Jing с коллегами (2010) сообщают, что осуществленный ими кластерный анализ также указывает на образцы *P. sativum* subsp. *elatius*, которые представляются наиболее близкими к предполагаемому родоначальнику абиссинского гороха. (К сожалению, сопроводительный файл к их статье, содержащий информацию об исследованных образцах, на сайте журнала недоступен, поэтому данную информацию следует считать неопубликованной.)

В связи с гибридной теорией возникновения абиссинского гороха нужно отметить, что у всех четырех образцов *P. abyssinicum*, вовлеченых в анализ двух паралогичных генов гистона H1 (Zaytseva et al., 2012, 2015), в каждом из паралогов был выявлен идентичный уникальный аллель, не обнаруженный за пределами данного таксона, т. е. оказавшийся для него специфичным. Также у трех проанализированных образцов *P. abyssinicum* была найдена уникальная замена в пластидном спейсере *psbA-trnH* (Zaytseva et al., 2012, 2016). Таким образом, эволюционная ветвь *P. abyssinicum* уже после своего возникновения, каким бы оно ни было, успела зафиксировать и уникальные (синапоморфные) аллели в некоторых локусах.

Репродуктивная совместимость абиссинского гороха с другими формами

Представители *P. abyssinicum* до сих пор не вовлекались в эксперименты по отдаленному скрещиванию одновременно со многими формами гороха. В гидропонной теплице лаборатории искуственного выращивания растений ИЦиГ СО РАН нами был проведен широкомасштабный опыт по реципрокному скрещиванию восьми представителей рода *Pisum* L., включая *P. abyssinicum*, по принципу «все со всеми и сами на себя» (Kosterin, Bogdanova, 2015). Эти образцы были предложены в данной работе в качестве минимального базового набора генетического разнообразия гороха восточного Средиземноморья. Они включали в себя следующие образцы:

1) WL2140 (=WL2029; =JI224, =PI560061; =Wt303), Израиль, Иерусалим, Долина Креста. Типичный представитель вида *Pisum fulvum.*

2) VIR2759 (=JI1556; =JI1869; =WL1491; =WL2042), Эфиопия. *Pisum abyssinicum*; классифицирован Р.Х. Макашевой (1979) как *P. sativum* subsp. *abyssinicum* var. *vavilovianum* Govorov.

3) L100 (=712 по: (Ben-Ze’ev, Zohary, 1973); =JI3273; =PI560069), Израиль, 10 км южнее г. Беер Шева, вади с лессовыми отложениями, сорничает в посевах ячменя: *Pisum sativum* subsp. *elatius*; первоначально классифицирован N. Ben-Ze’ev и D. Zohary (1973) как «южный *humile*».

4) VIR320, происхождение неизвестно (контаминат к образцу из Палестины, полученному Н.И. Вавиловым в 1922 г. от Е.У. Саттона (Франция)): *Pisum sativum* subsp. *elatius.* Сублиния из изначально высокогетерогенного образца, классифицировалась Р.Х. Макашевой (1979) как *P. sativum* subsp. *syriacum* (Boiss. et Noë) Berger var *syriacum* subvar *unianulum* Makasheva. Обладает интересными особенностями репродуктивной совместимости с культурным горохом (Bogdanova, Berdnikov, 2001; Богданова, Костерин, 2006; Bogdanova, 2007; Bogdanova et al., 2009; 2012).

5) 721 (=L104; =JI3262; =PI560059), Израиль, г. Кармель, 5 км северо-западнее г. Зихон Яаков, в маквисе: *Pisum sativum* subsp. *elatius*; исходно классифицирован N. Ben-Ze’ev и D. Zohary (1973) как *Pisum elatius*.

6) JI1794 (=716 по: (Ben-Ze’ev, Zohary, 1973)), Голанские высоты, около 3 км северо-западнее г. Эль-Кунейтра, Тель Абу Нида, на вулканическом пепле: *Pisum sativum* subsp. *elatius*; исходно классифицирован N. Ben-Ze’ev и D. Zohary (1973) как «северный *Pisum humile*».

7) CE1 (=JI2629), Крым, Симеиз, 44º24′ с. ш., 33º59′ в. д., можжевело-кустарниковые заросли на южном склоне: *Pisum sativum* subsp. *elatius.*

8) WL1238 (=JI73), тестерная линия: *Pisum sativum* subsp. *sativum*. Гомозиготна по рецессивным аллелям многих генов с морфологическим эффектом, имеет стандартный кариотип (The Pisum-Genebank, 1984).

Подробные описания перечисленных образцов можно найти в Дополнительных материалах 1 к статье (Kosterin, Bogdanova, 2015). В вышеуказанной публикации приведены данные по скрещиваниям культурного подвида *P. sativum* L. subsp. *sativum* с семью остальными формами. Приведем в общей форме частично не публиковавшиеся ранее результаты автора по скрещиванию *P. abyssinicum*, представленного образцом VIR2759 (Эфиопия, без уточнения локалитета), с остальными формами. В каждой комбинации проведено около 30 скрещиваний (исключение – с *P. fulvum* в качестве материнского растения проведено 112 скрещиваний). Гибридов F_1 не было получено всего в двух комбинациях скрещиваний – VIRL2759 × L100 и VIR2759 × 721, т. е. абиссинский горох в качестве материнского растения вообще не завязал семян при опылении пыльцой обеих дикорастущих форм *P. sativum* из Южного Израиля, с которыми работали N. Ben-Ze’ev и D. Zohary (1973). Во всех остальных случаях выход полноценных гибридных семян был очень низкий, варьировал от 1 до 23 семян, а эффективность скрещиваний, *e*, оцененная как отношение количества завязавших гибридных семян к количеству проведенных скрещиваний (Kosterin, Bogdanova, 2014, 2015), варьировала от 0.01 до 0.76. Заметим, что эффективность скрещивания образца VIR2759 на себя оказалась немногим выше, в этом же опыте она составла 1.08 (Kosterin, Bogdanova, 2015), а в других опытах варировала от 0.63 до 2.11 (Kosterin, Bogdanova, 2014). Среднее же число семян в интактных бобах этого образца было оценено как 4.08 ± 0.17, при этом учитывались все бобы на растении, включая обычно малосемянные бобы боковых ветвей (Kosterin, Bogdanova, 2014). На рис. 2 схе-

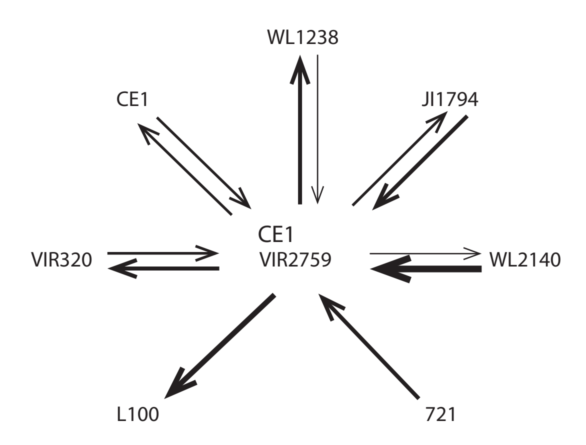


Fig. 2. Crossing efficiency (the mean number of hybrid seeds formed per cross) in reciprocal crosses of accession VIR2759 (*L. schaeferi = P. abyssinicum)* with seven other accessions from the basic set of pea forms of the East Mediterranean (Kosterin, Bogdanova, 2015).

Arrow thicknesses indicate four rough gradations of the crossing efficiency value: 1, less than 0.10; 2, 0.10 to 0.25; 3, 0.25 to 0.50; and 4, 0.5 to 0.8. Arrows are absent where no hybrid seeds were obtained in the corresponding direction of crosses.

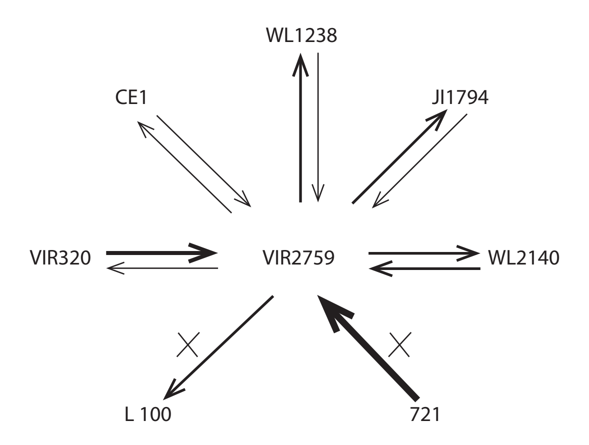


Fig. 4. Pollen fertility (the number of viable pollen grains related to the total number of grains) of reciprocal F_1 hybrids between accession VIR2759 (*L. schaeferi = P. abyssinicum*) and seven other accessions from the basic set of pea forms of the East Mediterranean.

Arrow thicknesses indicate four gradations of fertility: 1, ~ 1/4 (less than 33 %); 2, ~ 1/2 (from 33 to 66 %); 3, ~ 3/4 (from 66 to 90 %); and 4, full fertility (more than 90 %; the only case). ╳, no hybrids formed in one of the reciprocal cross directions.

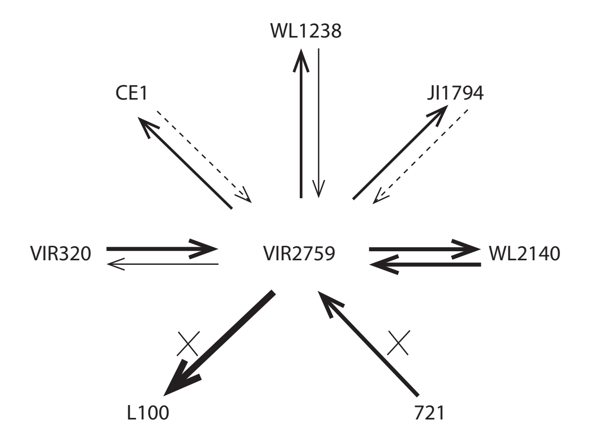


Fig. 3. The mean number of seeds per pod in reciprocal F_1 hybrids between accession VIR2759 (*L. schaeferi = P. abyssinicum*) and seven other accessions from the basic set of pea forms of the East Mediterranean.

Arrow thicknesses indicate four gradations of the parameter: 1, 0.02-0.07; 2, 0.3-0.7; 3, 1.0-1.2; and 4, 3.34 (the only value). Dashed arrows indicate complete absence of seeds. ╳, no hybrids formed in one of the reciprocal cross directions.

матически представлены значения параметра «эффективность скрещиваний», разбитые на четыре градации. Статистическая значимая разница (уровень значимости 0.01 %) в значении параметра «эффективность скрещиваний» между реципрокными направлениями наблюдалась в скрещиваниях с четырьмя образцами (WL2140, WL1238, L100, 721) из семи (с учетом отсутствия гибридов одного из направлений в двух случаях), причем направление различий (*P. abyssinicum* в качестве материнского либо отцовского родителя) варьировало. В свете упомянутой выше гипотезы о происхождении *P. abyssinicum* от спонтанного гибрида между *P. fulvum* и *P. sativum* subsp. *elatius* небезынтересно, что максимальное значение эффективности скрещиваний, 0.76 (23 семени на 30 скрещиваний), наблюдалось в скрещивании *P. abyssinicum* × *P. fulvum* (VIR2759 × WL2140). Этот факт был замечен и ранее, так что *P. abyssinicum* даже использовали в качестве «моста» для интрогрессии хозяйственно ценных генов от *P. fulvum* к *P. sativum* subsp. *sativum*, так как он скрещивался с обоими этими таксонами лучше, чем они между собой (Forster et al., 1999).

Почти все полученные гибриды F_1 с участием *P. abyssinicum* оказались очень низко фертильными. Гибриды VIR2759 × JI1794 и VIR2759 × CE1 вообще не дали семян, хотя цвели и образовывали многочисленные пустые бобы; из 13 гибридных растений F_1 VIR320 × 2759 только 6 дали семена (от одного до шести на растение); единственное гибридное растение WL1238 × VIR2759 дало всего два семени. Больше всего семян – в среднем 3.34 ± 0.14 на один боб – дали гибриды L100 × VIR2759. Женская фертильность реципрокных гибридов F_1 образца VIR2759 (*P. abyssinicum*) с семью другими образцами базового набора показана на рис. 3, где схематически представлены значения такого параметра, как среднее число в бобе, классифицированные в четыре условные градации. Существенные различия по данному параметру наблюдались во всех парах реципрокных гибридов, кроме *P. abyssinicum* и *P. fulvum*, реципрокные гибриды между которыми давали в среднем около одного семени на боб (0.86 ± 0.04 у гибридов VIR2759 × WL2140 и 1.02 у единственного гибридного растения WL2140 × VIR2759). В случае образцов L100 и 721 гибриды одного из реципрокных направлений отсутствовали.

На рис. 4 схематически представлены значения фертильности пыльцы (доля жизнеспособной пыльцы, оцениваемая под микроскопом после окрашивания ацетокармином по (Singh, 2003)), у полученных гибридов F_1 образца VIR2759 (*P. abyssinicum*) с семью образцами базового набора, классифицированные в четыре условные градации, отраженные толщиной стрелок. Те или иные отличия (по фертильности пыльцы или наличию гибридов) наблюдались в пяти из семи пар реципрокных

скрещиваний, кроме скрещиваний с CE1 (фертильность в обоих направлениях около 1/4) и WL2140 (фертильность на уровне 1/2). Образец VIR2759 в качестве материнского родителя дает гибриды более фертильные, чем реципрокные, в двух случаях (с WL1238 и JI1794), а в двух других случаях (с L100 и 721) гибриды получились только в этом направлении. В целом картина соотношений мужской фертильности реципрокных гибридов (см. рис. 4) напоминает картину женской фертильности, отражаемой параметром «среднее число семян на боб» (см. рис. 3). Однако по мужской фертильности *P. abyssinicum* оказывается наиболее совместимым (в качестве мужского родителя) с образцом 721, по женской фертильности (в качестве женского родителя) – с образцом L100.

Особый интерес представляют случаи высокой (3/4 и более) мужской фертильности, указывающие на образцы, наиболее совместимые с *P. abyssinicum*. Это гибриды VIR2759 × VIR320 и VIR2759 × 721. В последней комбинации скрещивания наблюдается полная фертильность пыльцы. Этот результат очень важен. Во-первых, он, возможно, указывает на представителя *P. sativum* subsp. *elatius*, наиболее родственного *P. abyssinicum*, т.е. вероятного родственника того генотипа, который участвовал в формировании *P. abyssinicum* за счет гибридизации с *P. fulvum*, если *P. abyssinicum* действительно имеет гибридогенную природу. Во-вторых, это означает, что VIR2759 и 721 не различаются ни одной реципрокной транслокацией, когда фертильность пыльцы не превысила бы 1/2 (Lamm, 1951; Lamm, Miravelle, 1959). Формально фертильность пыльцы на уровне 3/4 у гибридов VIR2759 × 320 указывает на то, что и эти образцы не различаются реципрокными транслокациями. В то же время гибриды F_1 WL1238 × VIR320 имеют полностью фертильную пыльцу, а тестерная линия WL1238 – стандартный кариотип гороха. Из этого вытекает, что выбранный нами образец *P. abyssinicum*, VIR2759, также не имеет реципрокных транслокаций по сравнению со стандартным кариотипом гороха. Следовательно, частичная стерильность пыльцы, различающаяся в парах реципрокных гибридов F_1 *P. abyssinicum* с культурным подвидом *P. sativum* subsp. *sativum* и как минимум с частью представителей дикорастущего подвида *P. sativum* subsp. *elatius*, имеет некариологическую природу.

В.С. Богданова с коллегами (Bogdanova et al., 2014) проанализировали связь фертильности пыльцы с аллельным состоянием локуса *PhlC* у гибридов F_2 от скрещивания WL1072 (тестерная линия *P. sativum*) × VIR2759 (*P. abyssinicum*), т.е. на фоне цитоплазмы *P. sativum*. У носителей материнского аллеля *PhlC* (от *P. sativum*) наблюдалось некоторое статистически значимое превышение доли жизнеспособной фертильной пыльцы по сравнению с гетерозиготами и гомозиготами по отцовскому аллелю *PhlC* (89.9, 73.0 и 74.3 % соответственно). Отметим, что эти значения существенно превышают 50 %, тем самым исключая различия по реципрокным транслокациям между VIR2759 и тестерной линией WL1072, которая также имеет стандартный кариотип. Реципрокное скрещивание не дало потомства первого поколения, поэтому связь фертильности пыльцы с аллельным состояним *PhlC* на фоне цитоплазмы *P. abyssinicum* анализировалась в скрещивании VIR2759 с вышеупомянутыми гибридами F_2, т.е. у гибридов VIR2759 × F_2(WL1072 × VIR2759). Было обнаружено некоторое статистически значимое (с уровнем значимости 5 %) снижение доли жизнеспособной фертильной пыльцы у гетерозигот по *PhlC* по сранению с гомозиготами по отцовскому (от *P. abyssinicum*) аллелю (64.4 против 73.2 %). Таким образом, имела место слабая, но статистически значимая связь аллельного состояния *PhlC* с фертильностью пыльцы, которая была выше у носителей аллеля того же происхождения, что и цитоплазма. Внимание к локусу *PhlC* – удобному молекулярному маркеру в группе сцепления III – было обусловлено его тесным сцеплением с геном *Scs1*, предположительно кодирующим переносчик биотина и карбоксила пластидной, гетеромерной формы ацетил-коА карбоксилазы (Bogdanova et al., 2015), который является главным участником конфликта ядра и пластид со стороны ядра в скрещиваниях линии VIR320 (*P. sativum* subsp. *elatius* (Bieb.) Schmalh.) с культурным горохом (Bogdanova et al., 2012, 2015) и, по всей видимости, в других отдаленных скрещиваниях в роде *Pisum* (Bogdanova et al., 2014). Таким образом, стерильность пыльцы в отдаленных скрещиваниях с участием *P. abyssinicum* как минимум частично связана с ядерно-цитоплазматическим конфликтом.

Таксономический статус абиссинского гороха

Противоречие между морфологическим сходством и репродуктивной несовместимостью обусловило противоречивую же таксономическую трактовку абиссинского гороха. Он был описан (Braun, 1841) в ранге вида и принимался многими авторами в этом же ранге (Говоров, 1937; Ellis et al., 1998; Maxted, Ambrose, 2001; Vershinin et al., 2003; Kosterin, Bogdanova, 2008, 2015; Maxted, Kell, 2009; Jing et al., 2010; Kosterin et al., 2010; Zaytseva et al., 2012, 2015), тогда как иные авторы считают его подвидом посевного гороха *P. sativum* subsp. *abyssinicum* (A. Br.) Berger (Berger, 1928; Макашева, 1979) либо «экотипом», т.е. формой без определенного таксономического содержания (Lamprecht, 1963; Conicella, Errico, 1990). Однако в последнее время большинство авторов все же склоняется к видовому рангу абиссинского гороха.

В случае таксономической трактовки абиссинского гороха мы, казалось бы, сталкиваемся с противоречием биологической и филогенетической концепции вида. Сильнейшая репродуктивная изоляция как минимум от некоторых форм посевного гороха (Kosterin, Bogdanova, 2015) позволяет считать его видом на основании биологической концепции вида Э. Майра (1968), что уже обсуждалось в наших работах (Kosterin, Bogdanova, 2008; 2015; Zaytseva et al., 2012). Положение ветви *P. abyssinicum* гороха среди ветвей, относящихся к *P. sativum*, при наделении первого видовым рангом делает второй вид парафилетичным, что, в свою очередь, противоречит филогенетической (кладистической) классификации. Однако такое положение абиссинской ветви выявляется при анализе последовательности отдельных локусов (Ellis et al., 1998; Zaytseva et al., 2012, 2015), по всей видимости, действительно унаследованных от *P. sativum*, тогда как результаты анализа многих локусов (Jing et al., 2010) убедительно свидетельствуют о том, что абиссинский горох есть гибридогенный вид, возникший вследствие гибридизации

посевного и красно-желтого гороха. Специально отметим, что, согласно примечанию к статье H3.3 Приложения I к Международному кодексу номенклатуры водорослей, грибов и растений (International Code..., 2012), таксоны, считающиеся гибридными по происхождению, не следует обозначать как нототаксоны, таким образом, знак «×» перед видовым эпитетом в данном случае не требуется.

Однако недавние таксономические решения в трибе Fabeae (Coulot, Rabaute, 2016) привели к тому, что абиссинский горох должен получить иное латинское название. Обстоятельная работа по молекулярной реконструкции филогении трибы Fabeae на основании шести последовательностей, проведенная H. Schaefer с коллегами (2012), выявила картину, не соответствующую традиционной систематике. В частности, ветвь *Pisum-Vavilovia* оказалась внутри рода *Lathyrus* L., причем внутри традиционного рода *Lathyrus* роды *Pisum* и *Vavilovia* A. Fedorov находятся в одной ветви с такими видами, как *Lathyrus gloeosperma* Warb. et Eig., *L. neurolobus* Warb. et Eig. и *L. nissolia* L., традиционно относимыми к секциям *Clymenium*, *Neurolobus* и *Nissolia* соответственно. Таким образом, род *Lathyrus* (как и род *Vicia* L.) оказался парафилетическим (в то же время голофилия рода *Pisum* была подтверждена). С целью привести таксономию в соответствие с филогенией H. Schaefer с коллегами (2012) предложили включить роды *Pisum* и *Vavilovia* в состав рода *Lathyrus*, который в результате оказался бы голофилетичным, однако воздержались от публикации соответствующих номенклатурных актов.

Такие акты были опубликованы лишь в 2016 г. P. Coulot и P. Rabaut (2016) в четвертом томе обстоятельной монографии «Monographie de Leguminosae de France», где таксонам, составлявшим род *Pisum* в традиционном понимании, посвящено 10 страниц. Фактически эти авторы объединили одновременно опубликованные Линнеем и тем самым имеющие одинаковый приоритет роды *Lathyrus* L. и *Pisum* L., выбрав *Lathyrus* в качестве правильного названия рода, в соответствии со статьей 11.5 Международного кодекса номеклатуры водорослей, грибов и растений («Мельбурнский кодекс») (International Code..., 2012). Хотя включение видов рода *Pisum* в род *Lathyrus* полностью меняет привычную классификацию, убедительность филогенетической аргументации H. Schaefer с коллегами (2012) заставляет смириться с таким таксономическим решением. В частности, при этом посевной горох, всем известный как *Pisum sativum* L., получает правильное название *Lathyrus oleraceus* Lamarck, предложенное еще Ж.Б. Ламарком (Lamarck, 1779) и основанное на ином типе.

Однако номенклатурная трактовка P. Coulot и P. Rabaute (2016) не во всем соответствует действующему Международному кодексу номеклатуры водорослей, грибов и растений (International Code..., 2011). Эти авторы перенесли род *Pisum* в род *Lathyrus* в качестве секции *Lophotropis* Jaubert et Spach, для чего они предложили новую комбинацию *Pisum* L. sectio *Lophotropis* (Jaubert et Spach) H. Schaefer, Coulot et Rabaute для секции, предложенной H.-F. Jaubert и E. Spach (1842) в роде *Pisum* L., которые разбили род *Pisum* L. на две секции: *Lophotropis* Jaubert et Spach, включавшую *P. sativum* L. (тип рода *Pisum* L.) и другие горохи, и *Alophotropis* Jaubert et Spach, включавшую *Pisum formosum* (Stev.) Boiss. (в настоящее время – *Vavilovia formosa* (Stev.) A. Fed.). Однако, согласно статье Кодекса 22.2, название секции *Lophotropis* Jaubert et Spach не является действительно обнародованным, так как оно включает тип рода *Pisum*, но его эпитет не повторяет название рода. Не будучи законным названием, оно непригодно в качестве базионима новой комбинации (статьи 6.10, 12.1), следовательно, *Pisum* L. sect. *Lophotropis* (Jaubert et Spach) H. Schaefer, Coulot et Rabaute также не является действительно обнародованным. В то же время название секции *Alophotropis* Jaubert et Spach – действительно обнародованное, что, согласно статьям 6.8, 22.3 и 32.3, автоматически создало действительно обнародованный в 1842 г. автоним *Pisum* L. sect. *Pisum* (запись согласно статье 22.1) для секции, которая, согласно статье 7.6, основана на том же типе, *Pisum sativum* L., что и род *Pisum* L. Эта секция включает все таксоны рода, не отнесенные к секции *Alophotropis*, а это все таксоны, традиционно рассматриваемые в роде *Pisum* как минимум последние полвека, в частности виды *P. fulvum*, *P. sativum* и *P. abyssinicum*, признаваемые в системе N. Maxted и M. Ambrose (2001).

Это обстоятельство благоприятно, поскольку позволяет сохранить привычное название *Pisum* для гороха, хотя бы и в ранге секции. Перенесение данной секции, включающей все таксоны гороха (к каковым мы не относим *V. formosa*), в род *Lathyrus* требует опубликования новой комбинации:

Lathyrus sectio *Pisum* (L.) Kosterin combinatio nova.

Basionymum: *Pisum* L. sectio *Pisum*, autonymum creatum propter publicationem validam nominis *Pisum* L. sectio *Alophotropis* Jaubert et Spach (Illustr. Pl. Orient. 1: 91. 1842) automatice proventum.

Typus: *Pisum sativum* Linnaeus (Sp. Pl. 2:727. 1753).

Synonymum: *Pisum* Linnaeus (Sp. Pl. 2:727. 1753).

Synonyma publicata invalida mente:

Pisum L. sectio *Lophotropis* Jaubert et Spach (Illustr. Pl. Orient. 1: 91. 1842);

Lathyrus L. sectio *Lophotropis* (Jaubert et Spach) H. Schaefer, Coulot et Rabaute (Monographie de Leguminosae de France. Tome 4. Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest 46: 180, 854. 2016).

Типом комбинации *Lathyrus* L. sect. *Pisum* L. остается тип линнеевского вида *Pisum sativum* L. (статьи 10.1, 10.3), несмотря на то что правильным названием этого вида в составе рода *Lathyrus* является его гетеротипный синоним *Lathyrus oleraceus* Lamarck.

P. Coulot и P. Rabaute (2016. P. 184, 854) также опубликовали новые комбинации для подвидов посевного гороха, встречающихся на территории Франции, но, к сожалению, воздержались от этого для таксонов, во Франции не встречающихся, хотя в своем обзоре и упомянули все хоть сколько-нибудь важные таксоны. В частности, в «Remarques» они упомянули и «*Pisum sativum subsp. abyssinicum* (A. Braun) Govorov (= *Pisum jomardii* Schrank)», причем среди четырех культивируемых таксонов, которые они сочли, вероятно, вслед за Л.И. Говоровым (1937), результатом вторичной интрогрессии с дикорастущими формами (Coulot, Rabaute, 2016. P. 184). Последнее справедливо лишь для абиссинского гороха (см. выше); кроме

того, синонимия с *P. jomardii* в данном случае ошибочна (Kosterin, Bogdanova, 2008; Zaytseva et al., 2016). Однако новая комбинация для абиссинского гороха предложена не была, и этот пробел приходится восполнять в данной статье. Ситуация осложняется существованием действительно обнародованного названия *Lathyrus abyssinicus* A. Br. ex Chiov., являющегося более поздним синонимом *Lathyrus sativus* L. (Campbell, 1997). Согласно статье 53.1, новая кобминация в роде *Lathyrus* с конечным эпитетом, основанным на базиониме *Pisum abyssinicum* A. Br., была бы незаконной как более поздний омоним. Поэтому для исключения омонимии при перенесении в род *Lathyrus* абиссинский горох должен получить замещающее название видового ранга согласно статьям 6.11, 11.4, 41 и 53.1. Представляется логичным назвать таксон в честь Х. Шэфера (Hanno Schaefer), который и оказался «виновником» данной «таксономической революции» в связи со своей молекулярно-филогенетической работой (Schaefer et al., 2012). Таким образом, абиссинский горох получает следующее латинское название:

Lathyrus schaeferi Kosterin nomen novum pro
Pisum abyssinicum A. Braun (Bemerkungen über die Flora von Abyssinien. 1: 269. 1841), offertur ad vitare homonymian cum *Lathyrus abyssinicus* A. Br. ex Chiov. (Atti Soc. Ital. Progr. Sci. 17: 548. 1929), quando species considerata in genus *Lathyrus* L. mota sit.

При перенесении в род *Lathyrus* таксонов, считающихся предковыми для абиссинского гороха, их правильные названия также изменяются. Дикорастущий подвид посевного гороха, известный как *Pisum sativum* L. subsp *elatius*, получил название *Lathyrus oleraceus* Lamarck subsp. *biflorus* (Rafinesque) H. Schaefer, Coulot et Rabaute (Coulot, Rabaute, 2016) с учетом номенклатурной поправки, опубликованной ранее A. Soldano (1992). Однако новой комбинации для гороха красно-желтого, известного как *Pisum fulvum* Sibthrop et Smith, опубликовано не было, поэтому предлагаем ее здесь:

Lathyrus fulvus (Sibthrop et Smith) Kosterin combinatio nova.
Basionymum: *Pisum fulvum* Sibthrop et Smith (Prodr. Fl. Graec. 2: 62, 1813).

Lathyrus schaeferi Kosterin относится к секции *Lathyrus* L. sect. *Pisum* (L.) Kosterin, поэтому, согласно статье 21A1, данное название может также записываться как *Lathyrus* (sect. *Pisum* L.) *schaeferi* Kosterin или *Lathyrus* (*Pisum*) *schaeferi* Kosterin. Поскольку обращение с русскими названиями не кодифицировано, не существует препятствий для употребления традиционного русского названия «горох абиссинский» и в дальнейшем. То же относится к латинским и русским названиям гороха посевного и гороха красно-желтого.

Напомним, что «Международный кодекс номенклатуры водорослей, грибов и растений» (International Code.., 2011), как и предшествующие версии Кодекса, не регулирует научные мнения относительно объема и ранга таксонов, которые, как любые научные суждения, определяются убедительностью и авторитетностью научной аргументации (в идеале – консенсусом ученых), а лишь определяет правила обращения с названиями уже после того, как автором приняты те или иные таксономические решения, касающиеся объема и ранга. Поэтому любой автор может продолжать придерживаться традиционной таксономической трактовки, рассматривая таксоны гороха в составе рода *Pisum* L., отдавая, однако, при этом себе отчет, что эта трактовка противоречит филогении (Schaefer et al., 2012).

Acknowledgments

This study was supported by ICG State Budgeted Project 0324-2016-0001. The author is grateful to H. Schaefer for providing literature and valuable advice and to S.L. Nikolaev for translations into Latin.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

Ben-Ze'ev N., Zohary D. Species relationship in the genus *Pisum* L. Israel J. Bot. 1973;2:73-91.

Berdnikov V.A., Bogdanova V.S., Rozov S.M., Kosterin O.E. Formirovanie mnogoobraziya genov gistona H1 v khode kul'turnoy evolyutsii gorokha [Formation of the diversity of histone H1 genes in the course of cultural evolution of pea]. Vavilovskoe nasledie v sovremennoy biologii [Vavilovian heritage in contemporary biology]. Moscow: Nauka Publ., 1989;72-89. (in Russian)

Berdnikov V.A., Bogdanova V.S., Rozov S.M., Kosterin O.E. Geographic patterns of histone H1 allelic frequencies formed in the course of *Pisum sativum* L. (pea) cultivaion. Heredity. 1993;71:199-209. DOI 10.1038/hdy.1993.125.

Berger A. Systematic botany of peas and their allies. The Vegetables of New York. V. 1. Part 1. Albany. Ed. U. Hedrick. 1928;1:10-18.

Bogdanova V.S. Inheritance of organelle DNA markers in a pea cross associated with nuclear-cytoplasmic incompatibility. Theor. Appl. Genet. 2007;114:333-339. DOI 10.1007/s00122-006-0436-6.

Bogdanova V.S., Berdnikov V.A. Observation of the phenomenon resembling hybrid dysgenesis in a wild pea subspecies *Pisum sativum* ssp. *elatius*. Pisum Genet. 2001;33:5-8.

Bogdanova V.S., Kosterin O.E. A case of anomalous chloroplast inheritance in crosses of garden pea involving an accession of wild subspecies. Doklady Akademii nauk = Reports of the Russian Academy of Sciences. 2006;406(2):256-259. DOI 10.1134/S0012496606010121. (in Russian)

Bogdanova V.S., Galieva E.R., Kosterin O.E. Genetic analysis of nuclear-cytoplasmic incompatibility in pea associated with cytoplasm of an accession of wild subspecies *Pisum sativum* subsp. *elatius* (Bieb.) Schmalh. Theor. Appl. Genet. 2009;118:801-809. DOI 10.1007/s00122-008-0940-y.

Bogdanova V.S., Galieva E.R., Yadrikhinskiy A.K., Kosterin O.E. Inheritance and genetic mapping of two nuclear genes involved in nuclear-cytoplasmic incompatibility in peas (*Pisum sativum* L.). Theor. Appl. Genet. 2012;124:1503-1512. DOI 10.1007/s00122-012-1804-z.

Bogdanova V.S., Kosterin O.E., Yadrikhinskiy A.K. Wild peas vary in their cross-compatibility with cultivated pea (*Pisum sativum* subsp. *sativum* L.) depending on alleles of a nuclear-cytoplasmic incompatibility locus. Theor. Appl. Genet. 2014;127:1163-1172. DOI 10.1007/s00122-014-2288-9.

Bogdanova V.S., Zaytseva O.O., Mglinets A.V., Shatskaya N.V., Kosterin O.E., Vasiliev G.V. Nuclear-cytoplasmic conflict in pea (*Pisum sativum* L.) is associated with nuclear and plastidic candidate genes encoding Acetyl-CoA carboxylase subunits. PLoS ONE. 2015;10:e0119835. http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0119835.

Braun A. Bemerkungen über die Flora von Abyssinien. Flora Oder Allgemeine Botahische Zeitung. 1841;1:257-288.

Campbell C.G. Grass Pea, *Lathyrus sativus* L. Rome: International Pland Genetic Resource Institute, 1997.

Conicella C., Errico A. Karyotpe variations in *Pisum sativum* ect. *abyssinicum*. Caryologia. 1990;43:87-97. http://dx.doi.org/10.1080/00087114.1990.10796989.

Coulot P., Rabaute P. Monographie de Leguminosae de France. 4. Tribus des Fabeae, des Cicereae et des Genisteae. Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest. 2016;46:1-902.

Drozd A.M. Remote crosses in peas. Trudy po prikl. botan., genet., and selektsii = Bull. Appl. Bot., Genet. Plant Breeding. 1965;37(2):130-146. (in Russian)

Ellis T.H.N., Poyser S.J., Knox M.R., Vershinin A.V., Ambrose M.J. Polymorphism of insertion sites of *Ty1-copia* class retrotransposons and its use for linkage and diversity analysis in pea. Mol. Gen. Genet. 1998;260:9-19. DOI 10.1007/PL00008630.

Elvira-Recuenco M., Bevan J.R., Taylor J.D. Differential responses to pea bacterial blight in stems, leaves and pods under glasshouse and field conditions. Eur. J. Plant Pathol. 2003;109:555-564. DOI 10.1023/A:1024798603610.

Forster C., North H., Afzal N., Domone C., Hornostaj A., Robinson D.S., Casey R. Molecular analysis of a null mutant for pea (*Pisum sativum* L.) seed lipoxygenase-2. Plant Mol. Biol. 1999;39:1209-1220. DOI 10.1023/A:1006173313548.

Govorov L.I. Peas of Abyssinia. Trudy po prikl. botan., genet., and selektsii = Bull. Appl. Bot., Genet. Plant Breeding. 1930;24(2):399-431. (in Russian)

Govorov L.I. Kulturnaya Flora SSSR [Cultivated flora of the USSR]. T. IV. Zernovye bobovye [V. 4. Grain legumes]. Moscow, State Publishing House of State Farm and Collective Farm Literature. 1937;IV:229-336. (in Russian)

Hollaway G.J., Bretag T.W., Price T.V. The epidemiology and management of bacterial blight (*Pseudomonas syringae* pv. *pisi*) of field pea (*Pisum sativum*) in Australia: a review. Aust. J. Agric. Res. 2007;58:1086-1099. http://dx.doi.org/10.1071/AR06384.

International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Melbourne Code). Oberreifenberg: Koeltz Scientific Books, 2012.

Jaubert H.-F., Spach E. Illustrationes Plantarum Orientalium. Tomus 1. Parisiis: Roret bibliopolam, 1842.

Jing R., Vershinin A., Grzebota J., Shaw P., Smýkal P., Marshall D., Ambrose M.J., Ellis T.H.N., Flavell A.J. The genetic diversity and evolution of field pea (*Pisum*) studied by high throughput retrotransposon based insertion polymorphism (RBIP) marker analysis. BMC Evol. Biol. 2010;10:44. DOI 10.1186/1471-2148-10-44.

Kosterin O.E. Pea (*Pisum sativum* L.): the uneasy fate of the first genetical object. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(1):13-26. DOI 10.18699/VJ15.002. (in Russian)

Kosterin O.E., Bogdanova V.S. Relationship of wild and cultivated forms of *Pisum* L. as inferred from an analysis of three markers, of the plastid, mitochondrial and nuclear genomes. Genet. Res. Crop. Evol. 2008;55:735-755. DOI 10.1007/s10722-007-9281-y.

Kosterin O.E., Bogdanova V.S. Efficiently of hand pollination in different pea (*Pisum*) species and subspecies. Ind. J. Genet. Plant Breeding. 2014;74:50-55. DOI 10.5958/j.0975-6906.74.1.007.

Kosterin O.E., Bogdanova V.S. Reciprocal compatibility within the genus *Pisum* L. as studied in F1 hybrids: 1. Crosses involving *P. sativum* L. subsp. *sativum*. Genet. Resour. Crop Evol. 2015;62:691-709. DOI 10.1007/s10722-014-0189-z.

Kosterin O.E., Zaytseva O.O., Bogdanova V.S., Ambrose M. New data on three molecular markers from different cellular genomes in Mediterranean accessions reveal new insights into phylogeography of *Pisum sativum* L. subsp. *elatuis* (Beib.) Schmalh. Genet. Res. Crop. Evol. 2010;57:733-739. DOI 10.1007/s10722-009-9511-6.

Lamarck J.B. de. Flore Françoise, ou Description Succinte de Toutes des Plantes qui Croiffent Naturellement en France. Paris, 1779.

Lamm R. Cytogenetical studies on translocations in *Pisum*. Hereditas. 1951;37:356-372. DOI 10.1111/j.1601-5223.1951.tb02899.x.

Lamm R., Miravalle R.J. A translocation tester set in *Pisum*. Hereditas. 1959;45:417-440. DOI 10.1111/j.1601-5223.1959.tb03059.x.

Lamprecht H. Zur Kenntnis von *Pisum arvense* L. oect. *abyssinicum* Braun, mit genetischen und zytologischen Ergebnissen. Agri. Hort. Genet. 1963;21:35-55.

Lamprecht H. Partielle sterilitat und chromosomenstruktur bei *Pisum*. Agri. Hort. Genet. 1964;22:56-138.

Makasheva R.Kh. Kul'turnaya flora SSSR [Cultivated Flora of the USSR]. T. IV. Zernovye bobovye kul'tury [Grain legumes]. Ch.1. Gorokh [Part 1. Pea]. Leningrad, Kolos Publ., 1979. (in Russian)

Maxted N., Ambrose M. Peas (*Pisum* L.). Eds. N. Maxted, S.J. Bennett. Plant Genetic Resources of Legumes in the Mediterranean Current Plant Science and Biotechnology in Agriculture. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 2001; 39:181-190.

Maxted N., Kell S.P. Establishment of a global network for the *in situ* conservation of crop wild relatives: status and needs. FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture. Rome. 2009. DOI 10.1023/B:BIOC.0000011719.03230.17.

Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge, MA, The Belknap Press of Harvard University Press, 1966.

Rosen von D. Artkeuzungen in der gattung *Pisum*. insbesondere zwischen *P. sativum* L. und *P. abyssinicum* Braun. Hereditas. 1944;30:261-392.

Saccardo F. Crosses among *Pisum* species. Pisum Newslett. 1971;3:38.

Schaefer H., Hechenleitner P., Santos-Guerra A., Menezes de Sequeira M., Pennington R.T., Kenicer G., Carine M.A. Systematics, biogeography, and character evolution of the legume tribe Fabeae with special focus on the middle-Atlantic island lineages. BMC Evol. Biol. 2012;12:250. DOI 10.1186/1471-2148-12-250.

Singh R.J. Plant Cytogenetics. Boca Raton: CRC Press, 2003.

Sobolev N.A., Agarkova S.N. Otdalennaya gibridizatsiya v rode *Pisum* L. [Remote Hybridisation in the Genus *Pisum* L.] Genetika i selektsiya gorokha [Pea genetics and breeding]. Novosibirsk, Nauka Publ., Siberian Branch, 1975;141-160. (in Russian)

Soldano A. Riproposizione di taxa sottospecifici prioritari dovuti a botanici italiani. Natura Bresciana (Ann. Mus. Civ. Sci. Nat., Brescia). 1992;27(1990-1991):51-56.

Takhtadzhyan A.L. Floristicheskie oblasti Zemli [Floristic regions of the Earth]. Leningrad, Nauka Publ., 1978. (in Russian)

The Pisum-Genebank. Origin Listing of Weibullsholm collection. Weibullsholm Plant Breeding Institute, Landscrona, Sweden, 1984.

Vershinin A.V., Allnutt T.R., Knox M.R., Ambrose M.J. Transposable elements reveal the impact of introgression, rather than transposition, in *Pisum* diversity, evolution, and domestication. Mol. Biol. Evol. 2003;20:2067-2075. DOI 10.1093/molbev/msg220.

Weeden N.F. Genetic changes accompahying the domestication of *Pisum sativum*: is there a common genetic basis to the 'domestication syndrome' for legumes? Ann. Bot. 2007;100:1017-1025. DOI 10.1093/aob/mcm122.

Zaytseva O.O., Bogdanova V.S., Kosterin O.E. Phylogenetic reconstruction at the species and intraspecies levels in the genus *Pisum* (L.) (peas) using a histone H1 gene. Gene. 2012;504:192-202. http://dx.doi.org/10.1016/j.gene.2012.05.026.

Zaytseva O.O., Bogdanova V.S., Mglinets A.V., Kosterin O.E. Refinement of the collection of wild peas (*Pisum* L.) and search for the area of pea domestication with a deletion in the plastidic *psbA-trnH* spacer. Genet. Resour. Crop. Evol. 2016. E-publication ahead of print. DOI 10.1007/s10722-016-0446-4.

Zaytseva O.O., Gunbin K.V., Mglinets A.V., Kosterin O.E. Divergence and population traits in evolution of the genus *Pisum* L. as reconstructed using genes of two histone H1 subtypes showing different phylogenetic resolution. Gene. 2015;556:235-244. http://dx.doi.org/10.1016/j.gene.2014.11.062.

Zhukovskiy P.M. Kul'turnye rasteniya i ikh sorodichi: sistematika, geografiya, ekologiya, proiskhozhdenie, ispol'zovanie [Cultivated plants and their relatives: taxonomy, geography, ecology, origin, and use]. Moscow, Kolos Publ., 1964. (in Russian)